

杨雪丽, 欧旭华, 付澳秋, 肖武名, 郭涛, 林悦龙, 郭谦麒, 杨瑰丽, 孟丽君. 高抗性淀粉水稻的遗传育种研究进展[J]. 广东农业科学, 2025, 52 (1): 135–145.

YANG Xueli, OU Xuhua, FU Aoqiu, XIAO Wuming, GUO Tao, LIN Yuelong, GUO Qianqi, YANG Guili, MENG Lijun. Advances in genetic breeding of rice with high resistant starch [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2025, 52 (1): 135–145.

高抗性淀粉水稻的遗传育种研究进展

杨雪丽¹, 欧旭华¹, 付澳秋¹, 肖武名¹, 郭涛¹, 林悦龙^{2,3}, 郭谦麒^{2,3}, 杨瑰丽¹, 孟丽君^{2,3}

(1. 华南农业大学国家植物航天育种工程技术研究中心, 广东 广州 510642;

2. 佛山鲲鹏现代农业研究院, 广东 佛山 528225; 3. 中国农业科学院(深圳)农业基因组研究所 /

岭南现代农业科学与技术广东省实验室深圳分中心, 广东 深圳 518124)

摘要: 抗性淀粉作为一种新型膳食纤维, 可以控制血糖和胆固醇水平、改善肠道健康, 成为近年来功能性食品和作物遗传领域的研究热点。水稻是我国重要的粮食作物, 选育高抗性淀粉水稻品种对改善我国以稻米为主食人群的营养与健康状况, 及满足人们未来对健康生活的需求具有重要意义。水稻中抗性淀粉含量主要由少数主效淀粉合成基因与较多微效基因共同调控, 不同主效基因的等位组合对抗性淀粉含量的影响存在差异。目前, 生产上已经培育出一批抗性淀粉含量高达 10% 的水稻品种, 但抗性淀粉含量的增高会伴随米饭蒸煮食味品质降低, 严重影响消费者的食用意愿, 研究和培育口感较好的高抗性淀粉水稻品种是未来重点研究的重点与难点。同时, 选育复合型(如高抗性淀粉、高花青素或低谷蛋白等)多功能水稻, 也是未来抗性淀粉的选育方向。基因编辑、多基因聚合等多种生物技术育种手段与传统杂交育种相结合, 可提高抗性淀粉水稻品种的选育效率。该文对水稻抗性淀粉类型、生物合成途径中主要的相关基因及高抗性淀粉水稻品种选育进展进行综述, 并对未来研究的重点与方向进行展望, 以为高抗性淀粉水稻的选育与产业化提供一定的借鉴。

关键词: 水稻; 抗性淀粉; 主效基因; 等位基因组合; 蒸煮食味品质; 多功能水稻

中图分类号: S511

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2025) -0135-11

Advances in Genetic Breeding of Rice with High Resistant Starch

YANG Xueli¹, OU Xuhua¹, FU Aoqiu¹, XIAO Wuming, GUO Tao¹, LIN Yuelong^{2,3},

GUO Qianqi^{2,3}, YANG Guili¹, MENG Lijun^{2,3}

(1. National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University,

Guangzhou 510642, China; 2. Kunpeng Institute of Modern Agriculture at Foshan, Foshan 528225, China;

3. Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Shenzhen Branch,

Guangdong Laboratory of Lingnan Modern Agriculture, Shenzhen 518124, China)

Abstract: As a new type of dietary fiber, resistant starch can control blood sugar and cholesterol levels and improve intestinal health, and has become a research hotspot in the fields of functional food and crop genetics in recent years. Rice is an important food crop in China, and breeding rice varieties with high resistant starch is of great significance to improve the

收稿日期: 2024-04-11

基金项目: 广东省乡村振兴战略专项资金种业振兴行动项目(2024-NPY-00-012); 佛山市财政专项资金-2023年高水平广东省农业科技示范市建设资金市院合作项目; 广西科技重大专项项目(桂科 AA23073004-3); 佛山鲲鹏现代农业研究院重大科研任务特稻计划项目(KIMA-ZDKY2023002)

作者简介: 杨雪丽(2000—), 女, 在读硕士生, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: yxl001111@163.com

通信作者: 杨瑰丽(1977—), 女, 博士, 助理研究员, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: yanggl@scau.edu.cn;

孟丽君(1982—), 女, 博士, 研究员, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: menglijun@caas.cn

nutrition and health status of people who depend on rice as their staple food and meet the demand for healthy life in the future. The content of resistant starch in rice is mainly regulated by a few major starch synthesized genes and many minor genes, and the allelic combinations of different major genes also have significant effects on the content of resistant starch. At present, some rice varieties with resistant starch content as high as 10% have been cultivated in production, however, the increase of resistant starch content is often accompanied by the decrease of rice cooking taste quality, which seriously affects consumers' willingness to eat. It will be the focus and difficulty of future research to cultivate high resistant starch rice varieties with good taste. At the same time, breeding multi-functional rice with multiple compound functions (such as high resistant starch, high anthocyanin or low protein, etc.) is also a direction of resistant starch breeding in the future. Gene editing, gene pyramiding and other biotechnological breeding methods combined with traditional cross breeding can improve the breeding efficiency of starch resistant rice varieties. In this paper, the types of resistant starch in rice, the main genes related to biosynthesis pathway and the progress in breeding of high resistant starch rice were reviewed, and the focus and direction of future research were prospected, with an aim to provide some references for the breeding and industrialization of high resistant starch rice.

Key words: rice; resistant starch; major gene; allelic combination; cooking and eating quality; multifunctional rice

由于饮食习惯的改变,人们摄入过多高热量、高盐、高脂肪食物,导致高血糖、高血压、高血脂等慢性疾病的发病率持续上升,糖尿病已成为危害人类健康的主要疾病之一。预计到 2030 年,全球患糖尿病人数将增长到 6.4 亿,2045 年达到 7.8 亿,而我国 20~79 岁糖尿病患者总数、未被诊断糖尿病患者数量、因糖尿病导致的死亡人数均排名全球第一^[1]。因此,低血糖生成指数 (Glycemic Index, GI) 食品具有巨大的市场需求。GI 是用来评定产品对餐后血糖的影响程度,根据不同食物的 GI 值 (标准食物 GI 为 100),可将食物分为 3 类:高 GI 食物 ($GI > 70$)、中 GI 食物 ($55 \leq GI \leq 70$)、低 GI 食物 ($GI < 55$)。高 GI 食物进入胃肠道后被迅速消化和吸收,葡萄糖释放快;低 GI 食物在胃肠道中停留时间长,吸收率低,葡萄糖释放缓慢。抗性淀粉 (Resistant starch, RS) 又称抗酶解淀粉、难消化淀粉,因其具有不能在健康的小肠中消化和吸收的独特性,被认为是低 GI 食物中重要的组成部分。研究发现,抗性淀粉虽然不能被小肠消化吸收,但可降低血糖、降低胆固醇,促进矿物质吸收,同时在大肠中可被肠道微生物群发酵,产生大量对肠道健康有益的短链脂肪酸,提高肠道有益菌群的活性,降低结肠癌风险,改善肠道环境^[2-6]。当超重或肥胖人群持续摄入抗性淀粉作为膳食补充剂 8 周,可平均减重 2.8 kg,同时其胰岛素抵抗病情得到改善,这些良性作用有赖于肠道微生物菌群 (如青春双歧杆菌) 的改变^[7]。因此,

抗性淀粉作为一种独特的膳食纤维,近年来成为功能性食品和作物遗传领域的研究热点。

水稻是人类重要的粮食作物,也是全球一半以上人口的主食。在我国,水稻更是最重要的主粮作物。人们食用的主要部位是稻米中的胚乳,其主要成分为淀粉、占比高达 90%。一般情况下,人体食用米饭饭后,血糖会在短时间内迅速升高,因此,一些糖代谢功能缺陷患者不能像正常人按正常量食用米饭。提高水稻胚乳中抗性淀粉含量,降低淀粉消化率和 GI,可帮助降低餐后血糖和稳定胰岛素水平,同时也能降低血脂和血胆固醇,对促进大众饮食结构和健康、防控糖尿病和肥胖意义重大。选育高抗性淀粉水稻品种,也契合未来人们对健康饮食的迫切需求。本文对水稻抗性淀粉含量相关基因研究及高抗性淀粉水稻品种选育进展进行综述,提出水稻高抗性淀粉育种中存在的问题,并对未来研究的重点与方向进行展望,以为高抗性淀粉水稻的选育与产业化提供一定的借鉴。

1 稻米抗性淀粉的特点

抗性淀粉完全不被小肠消化吸收,因此其结构上具有独特性。根据来源和抗酶解性的不同,可将抗性淀粉分为 RS1、RS2、RS3、RS4 和 RS5 共 5 种类型^[8-9]。RS1 为物理包埋淀粉,指由于物理性的保护 (植物细胞壁或蛋白质的覆盖),使得酶分子无法接近而具有抗水解特性,淀粉酶无法接触也无法分解 RS1,但其经过加工、碾磨

及咀嚼后结构被破坏并转变为可消化淀粉; RS2 为抗性淀粉颗粒, 具有独特的构象或晶体结构, 只能被酶缓慢或不完全水解消化, 是天然产生的具有抗消化能力的淀粉; RS3 为回生淀粉, 指某些糊化后的淀粉分子在凝沉过程中组合成新的结晶体而难以被酶消化, 主要包含凝沉的支链淀粉和直链淀粉, 其抗酶解性强, 广泛存在于煮熟放凉的米饭、冷面包等食物中, 是膳食中抗性淀粉

的重要来源; RS4 为化学修饰淀粉, 指通过磷酸化、乙酰化、羟丙基化等化学修饰作用改性后, 如分子结构改变、化学官能团的引入, 而产生的抗酶解淀粉; RS5 为直链淀粉-脂质复合物, 是由直链淀粉螺旋结构中的非极性区域与脂质中碳氢链之间的疏水性相互作用形成的单螺旋包接结构, 通常天然存在于原淀粉中, 或在淀粉凝沉过程中通过添加脂类形成(图1)。

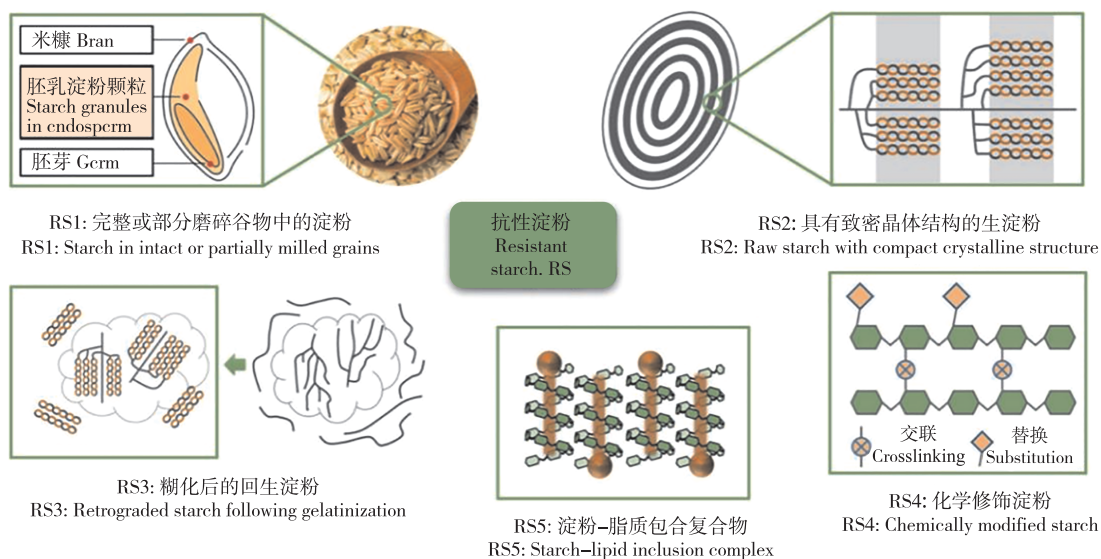


图1 不同类型的抗性淀粉及其抗性结构示意图

Fig. 1 Schematic diagram of different types of resistant starch and their resistance structures

目前, 大多数水稻品种的生精米中抗性淀粉含量低于1%, 只有极个别品种的抗性淀粉含量接近3%, 籼稻品种的抗性淀粉含量高于粳稻^[10]。RS1、RS2、RS3和RS5于稻米籽粒中均存在^[11], 无论是哪种类型的抗性淀粉, 均与直链淀粉和支链淀粉的含量、结构关系密切。由于淀粉酶需要结合在淀粉链的末端, 相比 α -1,4-糖苷键所连接的线性、无多糖支链的螺旋状直链淀粉, 支链淀粉呈现分枝状、端点更多, 且由于空间位阻作用而难以发生聚集, 更易被淀粉酶降解。因此, 稻米中直链淀粉的含量会影响抗性淀粉含量, 且与抗性淀粉含量呈正相关^[12]。其中, RS5更是由直链淀粉与脂类物质形成复合物而生成, 其含量直接取决于直链淀粉含量^[13]。脂类物质含量也会影响RS5含量。Shen等^[14]研究发现脂肪含

量与抗性淀粉含量呈正相关, 与消化程度和GI值呈负相关。支链淀粉的链长也会影响抗性淀粉的形成, 中长链比例越高, 抗性淀粉含量越高; 因为中长支链可在淀粉晶体结构中形成更稳定的螺旋(B-型淀粉晶体), 从而降低淀粉的消化率^[15]。稻米煮熟冷却回生后, 抗性淀粉含量略升高, 可能RS3含量会有所增加^[16]。

2 水稻抗性淀粉合成相关基因

稻米中的淀粉由直链淀粉和支链淀粉组成, 而抗性淀粉作为淀粉的一种特殊类型, 其形成与胚乳中淀粉的生物合成密切相关, 与淀粉合成相关基因均可能会影响抗性淀粉的生成。淀粉的合成涉及到至少5种酶, 包括葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(Soluble

starch synthase, SSs)、颗粒结合淀粉合成酶 (Granule-bound starch synthase, GBSS)、淀粉分支酶 (Starch branching enzymes, SBEs) 和脱支酶 (Starch debranching enzymes, SDBEs)^[17-18]。GBSS 主要负责直链淀粉合成, 而 SSs、SBEs 和 SDBEs 主要控制支链淀粉合成。编码上述酶的基因统称为淀粉合成相关基因 (Starch synthesis-related genes, SSRGs), 共同影响水稻淀粉的类型和比例。抗性淀粉含量作为数量性状, 受 SSRGs 的主效或微效调控^[13]。目前已报道的参与抗性淀粉合成的主要基因包括 *Wx*、*SSI*、*SSIIa*、*SSIIb*、*BEI* 和 *BEIb* (表 1)。

表 1 抗性淀粉合成相关的主效基因

Table 1 Major genes associated with resistant starch synthesis

基因 Gene	MSU 基因座号 MSU_locus	与抗性淀粉 含量的相关性 Correlation with resistant starch content	参考文献 Reference
<i>OsGBSSI/Wx</i>	LOC_Os06g04200	正相关	[25-26]
<i>SSI</i>	LOC_Os06g06560	负相关	[29-31]
<i>OsSSIIa/ALK</i>	LOC_Os06g12450	正相关	[33-34]
<i>OsSSIIb/Flo5</i>	LOC_Os08g09230	负相关	[13, 35]
<i>OsSSIIb</i>	LOC_Os04g53310	负相关	[36-37]
<i>OsBEI</i>	LOC_Os06g51084	负相关	[38]
<i>OsBEIb</i>	LOC_Os02g32660	负相关	[39-41]

2.1 颗粒结合淀粉合成酶 (GBSS) 相关基因

直链淀粉的含量对稻米品质的影响最大, 较高的淀粉合成酶活力是直链淀粉可快速积累的基础^[19]。直链淀粉主要由 *Wx* 基因编码的 GBSS 所催化合成, 因此, *Wx* 基因是调控抗性淀粉含量的主效基因之一^[20]。*Wx* 基因在水稻群体中存在多种等位变异, 目前鉴定出的 *Wx* 等位基因有 *Wx^a*、*Wx^b*、*Wxⁱⁿ*、*Wx^{op}*、*Wx^{hp}*、*Wx^{mq}*、*Wx^{mv}*、*Wx^{lv}* 和 *wx*^[21-23]。罗曦等^[24]在‘功米 3 号’×‘日本晴’的 F_{2:3} 群体 6 号染色体上发现 3 对与抗性淀粉含量相关的主效 QTL, 其中 *qRS6-1*、*qRS6-2* 解释表型贡献率达 20% 和 40%, 所在区域覆盖了控制直链淀粉的主效基因 *Wx*。Bao 等^[25]通过对 105 个水稻品种进行全基因组关联分析, 发现 4 个与精米抗性淀粉含量相关 QTL, 其中 2 个关联的 SNP 位点均位于 6 号染色体, 候选基因分别为 *Wx* 和 *SSIIa*。其中, 籼稻中的 *Wx^a* 比

粳稻中的 *Wx^b* 具有更强的转录活性, 这也导致籼稻通常具有更高的直链淀粉和抗性淀粉含量^[26]。

2.2 可溶性淀粉合成酶 (SS) 相关基因

SS 主要负责支链淀粉分支的延伸, 包括 SSI、SSII、SSIII 和 SSIV 4 种亚型。参与支链淀粉合成的 SS 通常以多酶复合体的形式发挥作用, 学术界普遍认为 SS 仅参与支链淀粉合成, 但有研究指出其可为直链淀粉的合成提供底物, 也可能影响直链淀粉的合成^[27]。SSI 通过合成短链来延长支链淀粉, 主要从 DP6-7 的 A 链和 B1 链的分支片段合成 DP8-12 的链^[28], *SSI* 缺失会导致支链淀粉含量大大降低^[29]; 有些携带 *SSI* 特异等位变异的水稻品种具有较高的抗性淀粉含量^[30], 这表明 *SSI* 对水稻抗性淀粉的形成至关重要。在粳稻和籼稻品种中, *SSI* 的下调显著增加 GBSS 活性和直链淀粉含量, 影响支链淀粉链的分布^[28,31]。因此, *SSI* 可能通过影响直链淀粉含量和支链淀粉链的分布来影响抗性淀粉的形成。*SSIIa* 是控制淀粉糊化温度的主效基因, 也称 *ALK* 基因^[32]。*SSIIa* 基因主要负责合成支链淀粉中等长度的分支, 通过增加支链淀粉中间链的数量来影响 RS2^[33]。Raja 等^[30]研究发现, *SSIIa* 等位基因错义突变体改变了支链淀粉组成, 从而导致突变体有较高的抗性淀粉含量。Miura 等^[34]发现 *SSIIa* 活性的缺失会直接影响淀粉的理化性质, *SSIIa* 缺陷型突变体 EM204 在内含子 5 和外显子 6 之间突变, 导致突变体 EM204 有更高的直链淀粉含量和更低的糊化温度。而 *SSIIb* 则已被证实是影响抗性淀粉的关键基因, 该基因的突变体会产生白心粉质胚乳, 并在一定程度上提升直链淀粉含量^[35]。Zhou 等^[13]从伽马射线辐射诱变的水稻恢复系 R7954 植株中筛选到 1 个在熟米饭中含有高抗性淀粉含量的突变体 *b10*, 并利用图位克隆的方式定位到控制该性状的基因 *SSIIa*, 该基因突变后能显著提高水稻胚乳中直链淀粉、抗性淀粉、脂类、直链淀粉-脂质复合体含量及糊化温度, 但 *SSIIa* 对抗性淀粉含量的提高是依赖于 *Wx* 基因的高表达, 在 *ssIIa* 突变体背景下降低 *Wx* 的表达将导致抗性淀粉含量下降, 直链淀粉-脂质复合体的减少。此外, *SSIIb* 为 *SSIIa* 在水稻中的同型酶, 其虽在发育

中的稻谷中表达量较低,但在调节水稻胚乳淀粉合成和抗性淀粉形成方面与 *SSIIa* 功能相似,且二者具有一定的协同作用, *SSIIb* 突变可再次加强 *SSIIa* 突变对抗性淀粉含量变化的影响,使抗性淀粉含量再提高近一倍^[36-37]。

2.3 淀粉分支酶 (SBE) 相关基因

SBE 主要功能是产生在 α -1,6-糖苷键上链接的分支,具有 SBEI、SBEIIa 和 SBEIIb 3 种亚型。在水稻胚乳中, SBEI 活性高于 SBEII, SBEI 参与直链淀粉和支链淀粉分支的形成^[38]。研究发现, *OsSBEIIb* 基因能影响抗性淀粉含量。Yang 等^[39] 利用‘降糖稻 1 号’与‘密阳 23’杂交,并在子代中定位到能解释 60.4% 变异程度的 *sbe3-rs* 突变基因,该基因即编码水稻的淀粉分支酶 IIb 基因 (*OsSBEIIb*),在其编码区发生单核苷酸替换 (T 到 C),这个替换导致第 16 号外显子第 599 个密码子上的 CTA (Leu) 碱基错义突变为 CCA (Pro),从而使得抗性淀粉含量有很大提升。利用 CRISPR/Cas9 基因编辑获得‘日本晴’ *OsSBEIIb* 突变体 (*be2b*),其抗性淀粉含量较野生型增加将近 10 倍、直链淀粉含量增加 1.4 倍; *be2b* 胚乳发育各阶段均比野生型具有更高的直链淀粉含量及更多的支链淀粉长链,从而能够形成更高的抗性淀粉含量^[40]。此外, Baysal 等^[41] 也对 *OsSBEIIb* 基因进行编辑,抗性淀粉含量由 0.2% 提高到 17.2%,增加 80 多倍,这表明不一样的编辑方式所产生的基因突变形式或者不同的等位基因型均可能产生不一样的基因功能效应。值得注意的是, Miura 等^[42] 在 *OsSBEIIb* 突变的条件下进行一步将 *OsSBEI* 基因也突变,从而得到目前抗性淀粉含量最高的双基因突变水稻材料 (*be1/be2b*),其直链淀粉含量高达 51.7%,熟米和生米的抗性淀粉含量也分别高达 28.4% 和 35.1%。因此,从双基因甚至更多基因突变的角度来创制更多种类的高抗性淀粉材料是水稻抗性淀粉品质选育在未来应该重视的方向。

2.4 淀粉脱分支酶 (DBE) 相关基因

DBE 能够专一性裂解支链淀粉的 α -1,6-糖苷键、去除不规则分支,对淀粉最终结构的形成起着重要作用。DBE 包括异淀粉酶 (ISA) 和普鲁兰酶 (PUL) 2 种同工酶。水稻 ISA 有 ISA1、

ISA2 和 ISA3 3 个同工型, ISA1 在胚乳发育早期表达, ISA2 在叶片和胚乳中均有表达, ISA3 主要在叶片中表达,在胚乳中表达量较低^[43-44]。 *ISA1* 基因与水稻抗性淀粉的形成关系密切,研究发现 *ISA1* 的等位基因 *ISA1-1* 编码区的 AGG 插入和第 17 外显子的第 117 碱基由 C 变为 T,导致第 70 和 717 位氨基酸为 Glu 和 Thr,从而表现高抗性淀粉含量^[15]。

2.5 影响抗性淀粉含量的不同等位基因组合

抗性淀粉有 2 条或 2 条以上的生物合成途径, *Wx*、*SSI*、*SSIIa*、*SBEIIb* 和 *SSIIa* 等主效基因在其不同的生物合成途径中占据主导地位^[45] (图 3)。除 *ssIIa/ssIIb* 和 *be1/be2b* 的双突变组合显著提高水稻的抗性淀粉含量外,还有研究报道了主要淀粉合成相关基因的不同等位基因组合对淀粉结构特性乃至抗性淀粉含量的影响。虽然 *ssIIa/be2b* 的组合突变相比于 *be2b* 的单独突变能进一步提高 *be2b* 的直链淀粉含量,但抗性淀粉含量并未因此进一步提高,反而下降^[46]。为确认酶活性更高的粳型等位基因 *SSIIa'* 和 *Wx^a* 是否能进一步提高 *be2b* 背景下的抗性淀粉含量, Itoh 等^[47] 研究 3 个基因不同等位基因型之间的相互作用,虽然 *Wx^a* 基因和 *ssIIa* 一样也能进一步提高直链淀粉含量,但抗性淀粉含量并未发生显著变化,且这种效应与 *SSIIa* 的基因型无关。不过 *SSIIa'* 基因型可在不影响 *be2b* 直链淀粉含量的情况下,增加种子中的淀粉总量并在一定程度上修饰淀粉的结构和性质,因此可被用于提高稻米品质^[48]。上述研究侧面显示直链淀粉含量与抗性淀粉含量并不总是呈正相关。虽然直链淀粉含量一直被认为是影响抗性淀粉含量的关键因素,但 Tsuiki 等^[46] 研究表明,支链淀粉的长链分支水平才是影响抗性淀粉含量的主要因素。*SSIIa* 能与 *Wx* 基因相互作用影响稻米的理化指标、提高抗性淀粉含量。You 等^[20] 分析 99 个水稻重组自交系淀粉合成相关基因的分型,及其对抗性淀粉含量的影响,发现 *Wx^a* 能显著提高 RSm (生米粉)、RSc (熟米饭) 和 RSr (回生米粉) 含量,而 *SSIIa* 仅在 RSm 调控中起重要作用;基因型 *Wx^aSSIIa'* 能显著提高 RSm, *Wx^aSSIIa'* 能显著提高 RSc 和 RSr,且 *Wx^aSSIIa'* 的淀粉颗粒平

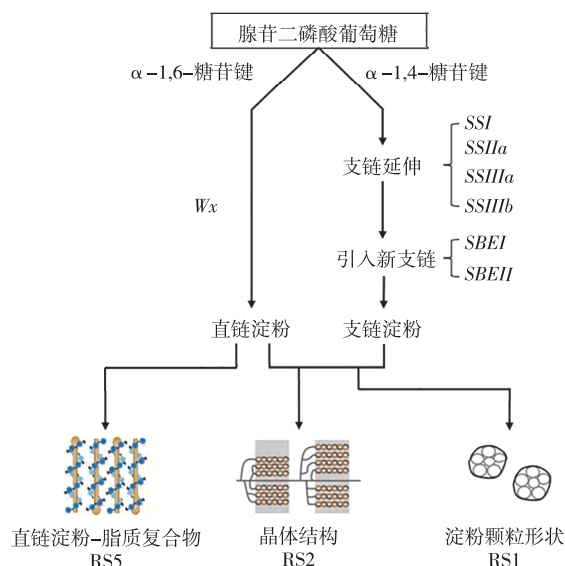


图 2 淀粉合成基因对水稻 RS 类型与合成的影响
Fig. 2 Effect of starch synthesis-related genes on RS types and synthesis

均粒径显著大于其他基因型的粒径,表明淀粉颗粒越大、RS_c和RS_r越高。此外,抗性淀粉含量的提高往往伴随产量下降,通过与高产品种进行杂交及回交,并在后代选择合适的抗性淀粉相关基因组合,可提高水稻产量。例如,Miura等^[42]利用大粒高产的水稻品种‘Akita63’与*be2b*突变体进行杂交及多次回交,成功找到抗性淀粉含量不变、种子重量提高近190%的*ss2aL/be2b/GBSSI*基因型组合子代株系,这对生产应用具有重要意义。

3 高抗性淀粉低 GI 水稻育种进展

3.1 国内研究进展

当前,我国大多数水稻品种的抗性淀粉含量低于1.0%,只有少数品种抗性淀粉含量接近3.0%。刘传光等^[49]采取从遗传资源库挖掘高抗性淀粉种质的方法,从1.8万份栽培稻资源的直链淀粉含量信息中筛选出466份高直链淀粉种质,对这些种质进行抗性淀粉检测,筛选出抗性淀粉含量高达8.3%的GDRS1120-3。随着现代生物技术的快速发展,选育高抗性淀粉水稻品种获得了新思路和技术途径,其中诱导突变技术和分子标记辅助选择是有效提高水稻抗性淀粉含量的重要方法。2005年,焦桂爱等^[50]以杂交水稻

恢复系‘R7954’为原始材料,经航天诱变技术搭载处理,筛选获得抗性淀粉含量高达7.0%的突变体‘RS111’,进一步优化蒸煮方式后,热米饭中抗性淀粉含量可提升至10.0%。2011年,张宁等^[51]以‘R7954’为亲本,与源自美国的高抗性淀粉含量粳稻突变体‘RS102’进行杂交,并育成糖尿病患者专用的水稻品种‘宜糖米1号’。该品种生精米的抗性淀粉含量为0.7%,但熟米饭的抗性淀粉含量高达10.2%。2008年,伍平等^[52]从云南稻种及其初级核心种质资源新平早粳群体中选育出高抗性淀粉粳稻‘功米3号’,并开发为‘适糖米’,该品种的生米抗性淀粉含量为8.0%~8.5%,煮制的米饭抗性淀粉含量高达10.0%~13.0%。目前中国市面上流行的低GI稻米品种,除‘宜糖米1号’和‘功米3号’外,还有由上海市农业科学院培育的‘降糖稻1号’,其GI值为48.5,是利用化学诱变剂处理早熟粳稻品种‘花晴稻’受精8h的幼穗,同时结合花药培养和传统育种技术,选育得到的国内第一个高抗性淀粉含量的粳稻新品系,其抗性淀粉含量为14.0%左右,是普通水稻品种的20倍以上^[53]。

‘降糖稻1号’高抗性淀粉含量的形成主要是由突变的*OsBEIIb*等位基因*sbe3-rs*所造成,但因‘降糖稻1号’成本高、产量低,严重阻碍其在市场上的推广。后续研究团队以‘降糖稻1号’为母本分别与水稻品种‘秀水123’及‘沪稻55’杂交,利用分子育种技术结合传统的系谱法进行选育,分别成功选育出比‘降糖稻1号’更加优质高产的新品种‘优糖稻2号’‘优糖稻3号’,二者的抗性淀粉含量均在13.0%左右,但在产量表现上,‘优糖稻2号’比‘降糖稻1号’增产40%以上^[53];而‘优糖稻3号’比‘优糖稻2号’再增产12%以上,每667 m²产量达500 kg左右^[54],极大改善了‘降糖稻1号’产量低的问题,并且均已进入大规模育种阶段。此外,一些国内的研究单位或生物科技公司也相继培育出功能性高抗性淀粉水稻,如浙江绿巨人生物技术有限公司选育的‘宜糖粳1号’、中农海稻(深圳)生物科技有限公司推出的‘米抗儿’低GI大米(GI值48.9)、福建省农业科学院水稻研究所自主选育的杂交水稻品种‘清优308’。‘清优308’的

直链淀粉含量高达 26.8%, 抗性淀粉含量达 7.9%, GI 值为 46.7, 每 667 m² 产量达 500 kg 以上, 为福建自主选育的首个高抗性淀粉、低 GI 杂交稻品种, 其母本为福建省农业科学院水稻研究所自主选育的高直链淀粉含量的‘清达 A’不育系, 而父本则为广东省农业科学院水稻研究所选育

的‘广恢 308’恢复系; 浙江大学原子核农业科学所也成功选育 1 个高抗性淀粉的杂交水稻品种‘浙大两优宜糖粳 1 号’, 其父本为具有高抗性淀粉的‘宜糖粳 1 号’。这些通过审定和推广的优质高产低 GI 水稻品种, 以及已经上市的产品, 未来可满足更多人群的低 GI 稻米需求 (表 2)。

表 2 抗性淀粉水稻品种的选育
Table 2 Selection of starch-resistant rice varieties

序号 Number	品种名称 Variety name	亲本来源 Parental origin	抗性淀粉含量 Resistant starch content (%)	升糖指数 Glycemic index	选育单位 Breeding unit
1	宜糖米 1 号	R7954/RS102	10.2	46.0	浙江绿巨人生物技术有限公司
2	功米 3 号	新平早粳	10.0~13.0	/	云南省农业科学院
3	降糖稻 1 号	花晴稻	4.0	48.5	上海市农业科学院
4	优糖稻 2 号	降糖稻 1 号 / 秀水 123	13.1	48.5	上海市农业科学院
5	优糖稻 3 号	降糖稻 1 号 / 沪稻 55	13.2	/	上海市农业科学院
6	米抗儿	/	11.4	48.9	中农海稻 (深圳) 生物科技有限公司
7	清优 308	清达 A/ 广恢 308	7.9	46.7	福建省农业科学院水稻研究所
8	浙大两优宜糖粳 1 号	NHR111S/ 宜糖粳 1 号	8.2	/	浙江大学原子核农业科学研究所

3.2 国外研究进展

国外关于高抗性淀粉低 GI 的水稻育种也有一定报道。2012 年, 日本石川县立大学 Matsumoto 等^[55]将 *wx* 突变系 ‘EM21’ 和 *ae* 突变系 ‘EM16’ 杂交获得双突变体 ‘AMF18’, 其糙米抗性淀粉含量达 27.8%。而 Miura 等^[42]将 *bel* 的突变系 ‘EM557’ 与 *be2b* 的突变系 ‘EM10’ 杂交, 并在其子代中获得目前抗性淀粉含量最高的水稻材料, 为创制更多超高抗性淀粉含量的水稻材料奠定理论基础并提供良好的供体材料。2013 年, 韩国利用优质粳稻品种 ‘Ilpumbyeo’ 进行化学诱变, 获得高直连淀粉突变体 Goamy2, 抗性淀粉含量为 13.7%^[56]。国际水稻研究所 (International Rice Research Institute, IRRI) 利用水稻品种 ‘Kinmaze’ 经过化学诱变获得的 *ae* 突变体与 ‘IR36’ 杂交得到富含抗性淀粉水稻突变体 AE, 其抗性淀粉含量达到 8.3%^[49]。2019 年, IRRI 发现区分中等与高 GI 的高度显著的标记 - 性状关联标记^[57], 而 2021 年, IRRI 又发现一些与低 GI 水稻相关的优势单倍型^[58], 并在此基础上明确水稻中、低 GI 及

超低 GI 相关基因, 鉴定出 2 个低 GI 水稻品种 ‘IRRI147’ 和 ‘IRRI125’, 二者的 GI 值分别为 55.0 和 51.1, 同时也获得第一批超低 GI 水稻样品, 通过 IRRI 和菲律宾水稻研究院的合作, 超低 GI 水稻品种有望在两年内上市。

4 结语与展望

直链淀粉含量与抗性淀粉含量密切相关, 高抗性淀粉常伴随着高直链淀粉, 但是直链淀粉含量越高, 会降低米饭蒸煮食味品质, 米饭适口性变差。这也是影响消费者食用高抗性淀粉稻米意愿的重要因素。因此, 研究和培育口感较好的高抗性淀粉水稻品种, 特别是培育出抗性淀粉含量较高, 同时直链淀粉含量又比较合适、口感好的水稻材料, 是未来重点研究的方向与难点。如何平衡直链淀粉含量与抗性淀粉含量两者之间的关系, 可能是关键。

功能稻作为一种营养保健食品的需求量也在逐年增加, 如富含微量元素、花青素、 γ -氨基丁酸类、低谷蛋白、高抗性淀粉等多功能性水稻品种^[59-60]。特种稻是指具有特定遗传性状和

特殊用途的稻谷,包括饲料稻、功能稻和观赏稻等^[61-62],通常具有特殊的利用价值或较高的经济效益,特别是高抗性淀粉大米、富硒米、营养强化米等功能性大米,能够显著提高农民种植水稻的附加值与收益,不仅能减轻水稻种植所依赖政府补贴的负担,还能提高农民种植水稻的意愿并解决大面积的撂荒地问题,应是未来国家和政府重点资金投入的科研攻关方向和支持发展的新方向。例如,上海市农业科学院以高抗性淀粉品种‘优糖稻 2 号’为母本、引进的低谷蛋白材料‘健养 2 号’为父本,通过杂交、回交结合分子标记辅助选择进行聚合育种,选育同时具有低谷蛋白和高抗性淀粉含量的水稻品种。此外,将有色稻与高抗性淀粉育种相结合,培育高抗性淀粉、高花青素含量的多功能水稻品种也是未来有前景的育种方向。

目前多利用基因编辑技术培育高抗性淀粉水稻,通过同时编辑多个已知控制抗性淀粉含量的基因,并产生不同的突变组合,以提高抗性淀粉含量。因此,需要深入了解可能影响抗性淀粉合成的基因,包括淀粉合成相关基因、脂类合成相关基因、调控淀粉与脂质或蛋白结合的基因等,研究这些基因与抗性淀粉含量间的关系,可更深层次地解析抗性淀粉的合成机制。基因编辑还可与传统的杂交育种、多基因聚合等技术相结合,并结合分子标记辅助选择,提高选育效率。通过现代分子育种技术加强营养复合型水稻种质资源的创制与利用是未来功能稻米研究的重要途径。

参考文献 (References):

- [1] 张丽雯,阮梅花,刘加兰,贺彩红,于建荣. 糖尿病领域研发态势分析[J]. 遗传, 2022, 44(10): 824-839. DOI: 10.16288/j.ycz.22-272. ZHANG L W, RUAN M H, LIU J L, HE C H, YU J R. Progress on research and development in diabetes mellitus [J]. *Hereditas*, 2022, 44(10): 824-839. DOI: 10.16288/j.ycz.22-272.
- [2] ENGLYST H, WIGGINS H S, CUMMINGS J H. Determination of the non-starch polysaccharides in plant foods by gas-liquid chromatography of constituent sugars as alditol acetates [J]. *Analyst*, 1982, 107(1272): 307-318. DOI: 10.1039/an9820700307.
- [3] 刘进,陈化寨,祝飞,周慧颖,熊翔,陈芸,韩君,黎毛毛. 早熟高产优质新品种万香丝苗的选育及产量品质基因检测[J]. 江西农业学报, 2024, 36(10): 1-7. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.10.001. LIU J, CHEN H Z, ZHU F, ZHOU H Y, XIOPNG X, CHEN Y, HAN J, LI M M. Breeding of new variety ‘Wanxiangsimiao’ with early maturity, high yield and high quality and its genetic analysis of yield and quality [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2024, 36(10): 1-7. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2024.10.001.
- [4] SNELSON M, KELLOW N J, COUGHLAN M T. Modulation of the gut microbiota by resistant starch as a treatment of chronic kidney diseases: Evidence of efficacy and mechanistic insights [J]. *Advances in Nutrition*, 2019, 10(2): 303-320. DOI: 10.1093/advances/nmy068.
- [5] DRAKE A M, COUGHLAN M T, CHRISTOPHERSEN C T, SNELSON M. Resistant starch as a dietary intervention to limit the progression of diabetic kidney disease [J]. *Nutrients*, 2022, 14(21): 4547. DOI: 10.3390/nu14214547.
- [6] MEENU M, XU B. A critical review on anti-diabetic and anti-obesity effects of dietary resistant starch [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2019, 59(18): 3019-3031. DOI: 10.1080/10408398.2018.1481360.
- [7] LI H, ZHANG L, LI J, WU Q, QIAN L, HE J, NI Y, KOVATCHEVA-DATCHARY P, YUAN R, LIU S, SHEN L, ZHANG M, SHENG B, LI P, KANG K, WU L, FANG Q, LONG X, WANG X, LI Y, YE Y, YE J, BAO Y, ZHAO Y, XU G, LIU X, PANAGIOTOU G, XU A, JIA W. Resistant starch intake facilitates weight loss in humans by reshaping the gut microbiota [J]. *Nature Metabolism*, 2024, 6(3): 578-597. DOI: 10.1038/s42255-024-00988-y.
- [8] GUO J, TAN L, KONG L. Impact of dietary intake of resistant starch on obesity and associated metabolic profiles in human: A systematic review of the literature [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2021, 61(5/8): 889-905. DOI: 10.1080/10408398.2020.1747391.
- [9] 苗红霞,孙佩光,金志强,贾彩红,张建斌,刘菊华. 香蕉抗性淀粉研究进展[J]. 广东农业科学, 2023, 50(11): 1-16. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.11.001. MIAO H X, SUN P G, JIN Z Q, JIA C H, ZHANG J B, LIU J H. Progress of banana resistant starch research [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023, 50(11): 1-16. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2023.11.001.
- [10] 林静,张云辉,张所兵,陈海元,朱晓妹,唐伟杰,方先文. 水稻地方品种高抗性淀粉含量 QTL 挖掘与定位[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(23): 58-61. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2021.23.010. LIN J, ZHANG Y H, ZHANG S B, CHEN H Y, ZHU X M, TANG W J, FANG X W. Mining and localization of QTL for high resistant starch content in local rice varieties [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(23): 58-61. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2021.23.010.
- [11] RAHMAN S, BIRD A, REGINA A, LI Z, RAL J P, MCMAUGH S, TOPPING D, MORELL M. Resistant starch in cereals: Exploiting genetic engineering and genetic variation [J]. *Journal of cereal science*, 2007(46): 251-260. DOI: 10.1016/j.jcs.2007.05.001.
- [12] BERRY C S. Resistant starch: Formation and measurement of starch that survives exhaustive digestion with amylolytic enzymes during the determination of dietary fibre [J]. *Journal of Cereal Science*, 1986, 4(4): 301-314. DOI: 10.1016/s0733-5210(86)80034-0.
- [13] ZHOU H, WANG L, LIU G, MENG X, JING Y, SHU X, KONG X, SUN J, YU H, SMITH S M, WU D, LI J. Critical roles of soluble starch synthase SSIIIa and granule-bound starch synthase Waxy in

- synthesizing resistant starch in rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(45): 12844–12849. DOI: 10.1073/pnas.1615104113.
- [14] SHEN Y, WU D, FOGLIANO V, PELLEGRINI N. Rice varieties with a high endosperm lipid content have reduced starch digestibility and increased gamma-oryzanol bioaccessibility [J]. *Food Function*, 2021, 12(22): 11547–11556. DOI: 10.1039/d1fo03039f.
- [15] 罗嘉锐, 竺正航, 郝晴文, 丁琳懿, 朱海涛, 张桂权, 王少奎, 杨维丰. 利用单片段代换系鉴定水稻抗性淀粉相关基因[J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(05): 708–717. DOI:10.7671/j.issn.1001-411X.202307017.
- LUO J R, ZHU Z H, HAO Q W, DING L Y, ZHU H T, ZHANG G Q, WANG S K, YANG W F. Identification of rice starch resistance-related genes using single segment substitution lines [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2023, 44(5): 708–717. DOI:10.7671/j.issn.1001-411X.202307017.
- [16] HU P S, ZHAO H J, DUAN Z Y, ZHANG L L, WU D X. Starch digestibility and the estimated glycemic score of different types of rice differing in amylose contents [J]. *Journal of Cereal Science*, 2004(40): 231–237. DOI:10.1016/j.jcs.2004.06.001.
- [17] LIU J, WU M, LIU C. Cereal endosperms: Development and storage product accumulation [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2022(73): 255–291. DOI:10.1146/ANNUREV-ARPLANT-070221-024405.
- [18] JEON J S, RYOO N, HAHN T R, WALIA H, NAKAMURA Y. Starch biosynthesis in cereal endosperm [J]. *Plant Physiology Biochemistry*, 2010, 48(6): 383–392. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.03.006.
- [19] 范永义, 唐虹, 张玲, 杨国涛, 赵祥, 韦叶娜, 敬银钦, 刘正, 胡运高. 高直链淀粉水稻的淀粉积累及相关酶活性关系研究 [J]. 广东农业科学, 2014, 41(20): 5–8. DOI:10.3969/j.issn.1004-874X.2014.20.002.
- FAN Y Y, TANG H, ZHANG L, YANG G T, ZHAO X, WEI Y N, JING Y Q, LIU Z, HU Y G. Studies on the relationship between starch accumulation and related enzyme activities in high straight-chain amylose rice [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 41(20): 5–8. DOI:10.3969/j.issn.1004-874X.2014.20.002.
- [20] YOU H, LIANG C, ZHANG O, XU H, XU L, CHEN Y, XIANG X. Variation of resistant starch content in different processing types and their starch granules properties in rice [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2022(276): 118742–118742. DOI: 10.1016/j.carbpol.2021.118742.
- [21] ZHANG C, ZHU J, CHEN S, FAN X, LI Q, LU Y, WANG M, YU H, YI C, TANG S, GU M, LIU Q. *Wx^{lv}*, the ancestral allele of rice *Waxy* gene [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(8): 1157–1166. DOI: 10.1016/j.molp.2019.05.011.
- [22] ZHANG C, YANG Y, CHEN S, LIU X, ZHU J, ZHOU L, LU Y, LI Q, FAN X, TANG S, GU M, LIU Q. A rare *Waxy* allele coordinately improves rice eating and cooking quality and grain transparency [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021(63): 889–901. DOI:10.1111/jipb.13010.
- [23] ZHOU H, XIA D, ZHAO D, LI Y, LI P, WU B, GAO G, ZHANG Q, WANG G, XIAO J, LI X, YU S, LIAN X, HE Y. The origin of *Wx^{la}* provides new insights into the improvement of grain quality in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021(63): 878–888. DOI:10.1111/jipb.13011.
- [24] 罗曦, 黄锦峰, 朱永生, 谢鸿光, 吴方喜, 张木清, 张建福, 谢华安. 水稻功米3号高抗性淀粉性状的遗传分析 [J]. 农业生物技术学报, 2014(1): 10–16. DOI:10.3969/j.issn.1674-7968.2014.01.002.
- LUO X, HUANG J F, ZHU Y S, XIE H G, WU F X, ZHANG M Q, ZHANG J F, XIE H A. Genetic analysis of high resistant starch characteristics for rice variety Gongmi 3 (*Oryza sativa* ssp. indica) [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2014(1): 10–16. DOI:10.3969/j.issn.1674-7968.2014.01.002.
- [25] BAO J, ZHOU X, XU F, HE Q, PARK Y J. Genome-wide association study of the resistant starch content in rice grains [J]. *Starch-Stärke*, 2017, 69(7/8): 1600343. DOI:10.1002/star.201600343.
- [26] CAI Y, ZHANG W, FU Y, SHAN Z, XU J, WANG P, KONG F, JIN J, YAN H, GE X, WANG Y, YOU X, CHEN J, LI X, CHEN W, CHEN X, MA J, TANG X, ZHANG J, BAO Y, JIANG L, WANG H, WAN J. *Du13* encodes a C₂H₂ zinc-finger protein that regulates *Wx^b* pre-mRNA splicing and microRNA biogenesis in rice endosperm [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(7): 1387–1401. DOI: 10.1111/pbi.13821.
- [27] ZHU J, YU W, ZHANG C, ZHU Y, XU J, LI E, GILBERT R G, LIU Q. New insights into amylose and amylopectin biosynthesis in rice endosperm [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2020(230): 115656. DOI:10.1016/j.carbpol.2019.115656.
- [28] LI Q, LIU X, ZHANG C, JIANG L, JIANG M, ZHONG M, FAN X, GU M, LIU Q. Rice soluble starch synthase I: Allelic variation, expression, function, and interaction with *Waxy* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018(9): 1591. DOI:10.3389/fpls.2018.01591.
- [29] FUJITA N, YOSHIDA M, ASAKURA N, OH DAN T, MIYAO A, HIROCHIKA H, NAKAMURA Y. Function and characterization of starch synthase I using mutants in rice [J]. *Plant Biology*, 2006(140): 1070–1084. DOI: 10.1104/PP.105.071845.
- [30] RAJA R B, AGASIMANI S, JAISWAL S, THIRUVENGADAM V, SABARIAPPAN R, CHIBBAR R N, RAM S G. EcoTILLING by sequencing reveals polymorphisms in genes encoding starch synthases that are associated with low glycemic response in rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1): 13. DOI: 10.1186/s12870-016-0968-0.
- [31] ZHAO Q, DU X, HAN Z, YE Y, PAN G, ASAD M, ZHOU Q, CHENG F. Suppression of starch synthase I (SSI) by RNA interference alters starch biosynthesis and amylopectin chain distribution in rice plants subjected to high temperature [J]. *The Crop Journal*, 2019(7): 573–586. DOI: 10.1016/j.cj.2019.03.009.
- [32] GAO Z, ZENG D, CUI X, ZHOU Y, YAN M, HUANG D, LI J, QIAN Q. Map-based cloning of the *ALK* gene, which controls the gelatinization temperature of rice [J]. *Science China Life Sciences*, 2003, 46(6): 661–668. DOI: 10.1360/03yc0099.
- [33] ZHANG G, CHENG Z, ZHANG X, GUO X, SU N, JIANG L, MAO L, WAN J. Double repression of soluble starch synthase genes *SSIIa* and *SSIIIa* in rice (*Oryza sativa* L.) uncovers interactive effects on the physicochemical properties of starch [J]. *Genome*, 2011, 54(6): 448–459. DOI: 10.1139/g11-010.
- [34] MIURA S, CROFTS N, SAITO Y, HOSAKA Y, OITOME N F,

- WATANABE T, KUMAMARU T, FUJITA N. Starch synthase IIa-deficient mutant rice line produces endosperm starch with lower gelatinization temperature than *japonica* rice cultivars [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 645. DOI: 10.3389/fpls.2018.00645.
- [35] RYOO N, YU C, PARK C S, BAIK M Y, PARK I M, CHO M H, BHOOS H, AN G, HAHN T R, JEON J S. Knockout of a starch synthase gene *OsSSIIa/Flo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(7): 1083-1095. DOI: 10.1007/s00299-007-0309-8.
- [36] HUANG L, XIAO Y, ZHAO W, RAO Y, SHEN H, GU Z, FAN X, LI Q, ZHANG C, LIU Q. Creating high-resistant starch rice by simultaneous editing of SS3a and SS3b [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 22(4):787-789. DOI: 10.1111/pbi.14053.
- [37] WANG A, JING Y, CHENG Q, ZHOU H, WANG L, GONG W, KOU L, LIU G, MENG X, CHEN M, MA H, SHU X, YU H, WU D, LI J. Loss of function of SSIIa and SSIIb coordinately confers high RS content in cooked rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(19): e2074345176. DOI: 10.1073/pnas.2220622120.
- [38] NAKAMURA Y A P U, UTSUMI Y, SAWADA T, AIHARA S, UTSUMI C, YOSHIDA M, KITAMURA S. Characterization of the reactions of starch branching enzymes from rice (*Oryza sativa*) endosperm [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, (51): 776-794. DOI: 10.1093/pcp/pcq035.
- [39] YANG R, SUN C, BAI J, LUO Z, SHI B, ZHANG J, YAN W, PIAO Z, HEAZLEWOOD J L. A putative gene *sbe3-rs* for resistant starch mutated from *SBE3* for starch branching enzyme in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *PLoS One*, 2012 (7): e43026. DOI: 10.1371/journal.pone.0043026.
- [40] CHEN Y, LUO L, XU F, XU X, BAO J. Carbohydrate repartitioning in the rice starch branching enzyme IIb mutant stimulates higher resistant starch content and lower seed weight revealed by multiomics analysis [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70(31): 9802-9816. DOI: 10.1021/acs.jafc.2c03737.
- [41] BAYSAL C, HE W, DRAPAL M, VILLORBINA G, MEDINA V, CAPELL T, KHUSH G S, ZHU C, FRASER P D, CHRISTOU P. Inactivation of rice starch branching enzyme IIb triggers broad and unexpected changes in metabolism by transcriptional reprogramming [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(42): 26503-26512. DOI: 10.1073/pnas.2014860117.
- [42] MIURA S, NARITA M, CROFTS N, ITOH Y, HOSAKA Y, OITOME N F, ABE M, TAKAHASHI R, FUJITA N. Improving agricultural traits while maintaining high resistant starch content in rice [J]. *Rice*, 2022(15):28. DOI: 10.1186/S12284-022-00573-5
- [43] TOYOTA K, TAMURA M, OHDAI T, NAKAMURA Y. Expression profiling of starch metabolism-related plastidic translocator genes in rice [J]. *Planta*, 2006, 223(2): 248-257. DOI: 10.1007/s00425-005-0128-5.
- [44] 陈雅玲, 包劲松. 水稻胚乳淀粉合成相关酶的结构、功能及其互作研究进展 [J]. 中国水稻科学, 2017, 31(1): 1-12. DOI:10.16819/j.1001-7216.2017.6132.
- CHEN Y L, BAO J S. Studies on the relationship between starch accumulation and related enzyme activities in high straight-chain amylose rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(1): 1-12. DOI:10.16819/J.1001-7216.2017.6132.
- [45] FUJITA N, MIURA S, CROFTS N. Effects of various allelic combinations of starch biosynthetic genes on the properties of endosperm starch in rice [J]. *Rice*, 2022, 15(1): 24. DOI: 10.1186/s12284-022-00570-8.
- [46] TSUIKI K, FUJISAWA H, ITOH A, SATO M, FUJITA N. Alterations of starch structure lead to increased resistant starch of steamed rice: Identification of high resistant starch rice lines [J]. *Journal of Cereal Science*, 2016, 68: 88-92. DOI:10.1016/j.jcs.2016.01.002.
- [47] ITOH Y, CROFTS N, ABE M, HOSAKA Y, FUJITA N. Characterization of the endosperm starch and the pleiotropic effects of biosynthetic enzymes on their properties in novel mutant rice lines with high resistant starch and amylose content [J]. *Plant Science*, 2017, 258: 52-60. DOI:10.1016/j.plantsci.2017.02.002.
- [48] LUO J, BUTARDO V J, YANG Q, KONIK-ROSE C, COLGRAVE M L, MILLAR A, JOBLING S A, LI Z. The impact of the *indica* rice SSIIa allele on the apparent high amylose starch from rice grain with downregulated *japonica* SBEIIb [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(10): 2961-2974. DOI: 10.1007/s00122-020-03649-2.
- [49] 刘传光, 周新桥, 陈达刚, 郭洁, 陈平丽, 陈可, 李逸翔, 陈友订. 功能性水稻研究进展及前景展望 [J]. 广东农业科学, 2021, 48(10): 87-99. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2021.10.010.
- LIU C G, ZHOU X Q, CHEN D G, GUO J, CHEN P L, CHEN K, LI Y X, CHEN Y D. Progress and prospects of functional rice research. [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(10): 87-99. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2021.10.010.
- [50] 焦桂爱, 唐绍清, 罗炬, MELISSA F, LESLIE T, ROFERO S, 胡培松. 水稻抗性淀粉突变体抗性淀粉结构的比较研究 [J]. 中国水稻科学, 2006, 20(6):645-648. DOI:10.3321/j.issn.1001-7216.2006.06.014.
- JIAO G A, TANG S Q, L J, MELISSA F, LESLIE T ROFERO S, HU P S. Comparative study on resistant starch structure of resistant starch enriched rice mutants [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2006.20(6):645-648. DOI:10.3321/j.issn.1001-7216.2006.06.014.
- [51] 张宁, 孙健, 熊海铮, 徐开盛, 舒小丽, 吴殿星. 高抗性淀粉含量糖尿病专用粳稻的选育及其特征特性 [J]. 中国稻米, 2011, 17(6): 63-65. DOI:10.3969/j.issn.1006-8082.2011.06.019.
- ZHANG N, SUN J, XIONG H Z, XU K S, SHU X L, WU D X. Breeding and characteristics of *japonica* rice with high resistant starch content for diabetes mellitus [J]. *China Rice*, 2011,17(6):63-65. DOI:10.3969/j.issn.1006-8082.2011.06.019.
- [52] 伍平, 马伟. 云南选育出世界首个可降血糖稻米 [N]. 云南科技报, 2014-07-08.
- WU P, MA W. Yunnan has bred the world's first hypoglycemic rice [N]. *Yunnan Science and Technology Journal*, 2014-07-08.
- [53] 杨瑞芳, 朴钟泽, 万常照, 李钢变, 龚长春, 白建江. 高抗性淀粉水稻新品种 '优糖稻 2 号' 的选育及其特征特性 [J]. 中国稻米, 2020,26(1):94-95, 99. DOI:10.3969/j.issn.1006-8082.2020.01.023.

- YANG R F, PU Z Z, WAN C Z, LI G X, GONG C C, BAI J J. Breeding and characteristics of new rice variety 'Yutangdao 2' with high resistant starch [J]. *China Rice*, 2020, 26(1): 94–95, 99. DOI:10.3969/j.issn.1006–8082.2020.01.023.
- [54] 杨瑞芳, 白建江, 万常照, 汤剑豪, 龚长春, 朴钟泽. 高抗性淀粉含量粳稻新品种 '优糖稻 3 号' 的选育 [J]. 上海农业学报, 2022, 38(2): 6–9. DOI:10.15955/j.issn1000–3924.2022.02.02.
- YANG R F, BAI J J, WAN C Z, TANG J H, GONG C C, PU Z Z. Breeding of new rice variety 'Yutangdao 3' with high resistant starch [J]. *Acta Agriculture Shanghai*, 2022, 38(2): 6–9. DOI:10.15955/j.issn1000–3924.2022.02.02.
- [55] MATSUMOTO K, MAEKAWA M, NAKAYA M, TAKEMITSU H, SATOH H, KITAMURA S. Wx/ae double-mutant brown rice prevents the rise in plasma lipid and glucose levels in mice [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2012, 76(11): 2112–2117. DOI: 10.1271/bbb.120501.
- [56] 焦桂爱, 唐绍清, 罗炬, 邵高能, 胡培松. 高直链淀粉突变体 *Goamy2* 的淀粉糊化特性及淀粉结构分析 [J]. 中国水稻科学, 2010, 24(1): 81–86. DOI:10.3969/j.issn.1001–7216.2010.01.14.
- JIAO G A, TANG S Q, LUO J, SHAO G N, HU P S. Starch pasting properties and structure of a high amylose rice mutant *Goamy2* [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2010, 24(1): 81–86. DOI:10.3969/j.issn.1001–7216.2010.01.14.
- [57] ANACLETO R, BADONI S, PARWEEN S, BUTARDO V J, MISRA G, CUEVAS R P, KUHLMANN M, TRINIDAD T P, MALLILLIN A C, ACUIN C, BIRD A R, MORELL M K, SREENIVASULU N. Integrating a genome-wide association study with a large-scale transcriptome analysis to predict genetic regions influencing the glycaemic index and texture in rice [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(7): 1261–1275. DOI: 10.1111/pbi.13051.
- [58] SELVARAJ R, SINGH A K, SINGH V K, ABBAI R, HABDE S V, SINGH U M, KUMAR A. Superior haplotypes towards development of low glycemic index rice with preferred grain and cooking quality [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 10082. DOI: 10.1038/s41598–021–87964–8.
- [59] 胡时开, 胡培松. 功能稻米研究现状与展望 [J]. 中国水稻科学, 2021, 35(4): 311–325. DOI:10.16819/j.1001–7216.2021.201106.
- HU S K, HU P S. 2021. Research progress and prospect of functional rice [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, 35(4): 311–325. DOI:10.16819/j.1001–7216.2021.201106.
- [60] 何琴, 卢礼斌, 蒋家焕, 叶新福. 功能稻育种进展与产品开发 [J]. 福建稻麦科技, 2004, 22(4): 41–44. DOI:10.3969/j.issn.1008–9799.2004.04.021.
- HE Q, LU L B, JIANG J H, YE X F. Progress of functional rice breeding and product development [J]. *Fujian Science and Technology of Rice and Wheat*, 2004, 22(4): 41–44. DOI:10.3969/j.issn.1008–9799.2004.04.021.
- [61] 杜明, 李潜龙, 康云海, 郑国利, 赵玉军, 方玉. 特种稻研究进展 [J]. 中国种业, 2023(1): 15–21. DOI:10.3969/j.issn.1671–895X.2023.01.005.
- DU M, LI Q L, KANG Y H, ZHENG G L, ZHAO Y J, FANG Y. Research progress of special rice [J]. *China Seed Industry*, 2023(1): 15–21. DOI:10.3969/j.issn.1671–895X.2023.01.005.
- [62] 董智挺. 特种功能稻研究进展概述 [J]. 安徽农学通报, 2007(18): 135–138. DOI:10.3969/j.issn.1007–7731.2007.18.070.
- DONG Z T. Review on research progress of special functional rice [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2007(18): 135–138. DOI:10.3969/j.issn.1007–7731.2007.18.070.

【责任编辑 陈丽娥】